Tome 73, fascicule 2 (Hommage à Jakob Seiler), nº 17. — Mai 1966

Atavismen bei Artbastarden und ihre Bedeutung zur Feststellung von Verwandtschaftsbeziehungen. Kreuzungsergebnisse innerhalb der Singvogelfamilie der *Spermestidae*.*

von

Hans STEINER

Zürich-Astano TI

Mit 3 Abbildungen im Text.

Motto: „Das Prinzip des Rückschlags... ist das wunderbarste von allen Eigenthümlichkeiten der Vererbung". Charles DARWIN: *The variation of animals and plants under domestication.* London, 1868; dtsch. Ausg. Carus, Stuttgart, 1878, *II* 405.

Mit Atavus, Urahne, und Atavismus, das Wiedererscheinen von Merkmalen des einstigen Vorfahren bei rezenten Lebewesen, ist eine klare Bezeichnung und bestimmte Definition gegeben. Unverkennbar ist die deszendenztheoretische Bedeutung dieser beiden Benennungen. In der Tat tauchen sie gemeinsam mit den Anfängen stammesgeschichtlicher Deutungen auf, so z.B. im Telliamed, DE MAILLET, 1748 (handschriftlich schon 1715), wenn der Schuppen-

* Ausgeführt mit Unterstützung der Julius-Klaus Stiftung für Vererbungsforschung, der George u. Antoine Claraz Schenkung und des Schweizer. Nationalfonds zur Förderung der wissensch. Forschung.

bau der menschlichen Haut als Beweis für seine Herkunft aus dem Meere bezeichnet wird oder die am ganzen Körper behaarten Menschen und gelegentlichen Homines caudati mit geschwänzten Affen verglichen werden (vgl. ZIMMERMANN, 1953, 313-315). Atavistisch waren auch GŒTHE's Fragestellung nach dem Zwischenkiefer des Menschen und seine Typus-Vorstellungen vom Urtier und der Urpflanze. Jedoch erst die Dokumentation, welche DARWIN, 1859 und 1868 vorlegte, gab der Erscheinung des Rückschlages als wesentliches Glied seiner Beweiskette zur Deszendenztheorie, ihre entscheidende Bedeutung. DARWIN's klassisches Beispiel der Reversion bildet bekanntlich das Wiedererscheinen des Phänotypus der wilden *Columba livia* als Stammform, Atavus, aller verschiedenartigster Taubenrassen bei ihrer Kreuzung unter einander. Auch die gelegentliche Zebrastreifung bei Pferden und Eseln wird sorgfältig analysiert (vgl. LANG, 1914), wobei besondere Bedeutung der Feststellung zufällt, es sei die Tendenz gestreift zu werden am stärksten bei Bastarden zwischen mehreren unterschiedlichen Arten der Pferdesippe entwickelt. Obwohl DARWIN das Auftreten der Zebrastreifung als einen „fast" sicheren Fall des Rückschlages zum Stammvater der Equiden deutet, macht er doch mehrmals darauf aufmerksam, dass „da wir jedoch niemals den genauen Charakter der gemeinsamen Stammform einer natürlichen Gruppe kennen", wir auch nicht feststellen könnten, ob eine vollkommene Reversion eingetreten sei.

Diese Unsicherheit und die seit den Ergebnissen der modernen Vererbungsforschung nahe liegende Deutung der Reversionen als einfache Mendelfälle (Rückkehr zur grosselterlichen Bildung: DARWIN) führten zu einer unverkennbaren Abwertung des Begriffes des Atavismus. Zu viele verschiedenartige Erscheinungen wurden als atavistisch beschrieben (Heteromorphosen, Missbildungen, Mehrfachgestaltungen, Verdoppelungen, Paralellismen, Kreuzungsnova, Konstruktionen, etc.) und unter den verschiedensten Annahmen eingeteilt (PLATE, 1910: Hybrid- und Spontan-Atavismen, Hemmungsbildungen; WEISMANN, 1913: Rückschläge; MATHIAS, 1922: Progonome, dh. Beharrungs-und Original-Atavismen; HAECKER, 1925*a*: polyvalente Entwicklungsanomalien; LULL, 1947: Familien-, Rassen- und teratologische Atavismen; RENSCH, 1954: phylogenetische Umkehrungen). Schon 1910 schrieb PLATE, l. c. p. 510, dass es kaum einen deszendenztheoretischen Begriff gäbe,

der in so verschiedenem Sinn angewendet, ja mit dem sogar vielfach Missbrauch getrieben werde, als mit dem Atavismus, und JOHANNSEN, 1913, gelangte in seiner kritischen Analyse der Elemente der exakten Erblichkeitslehre mit Bezug auf diesen „vagen“ Begriff zur Folgerung: „Die alten Konzeptionen Latenz, Atavismus, Rückschlag u.a.m. haben gewissermassen ihren Sinn so stark geändert, dass die betreffenden Wörter aus der Veverbungsterminologie wohl allmählich fortfallen müssen“ (l. c. p. 628). Trotzdem finden sich in den meisten Hand- und Lehrbüchern der Evolution und Genetik stets noch Hinweise auf den Atavismus und die Reversionserscheinungen (z.B. PLATE, 1933, GATES, 1946, GOLDSCHMIDT, 1952, 1961; SINNOTT, DUNN, DOBZHANSKY, 1950), allerdings in moderner mendelistischer und entwicklungsphysiologischer Auslegung. Doch, die von PLATE und JOHANNSEN erwähnte Verwirrung bei der Feststellung, was wirklich als Atavismus zu bezeichnen ist und was nicht, hat bisher keine Abklärung gefunden.

Es finden sich bei DARWIN aber bereits Hinweise auf welche Weise als echte Atavismen zu deutende Rückschläge bestimmt werden können. Nach der Abklärung durch JOHANNSEN scheiden offensichtlich alle jene durch Rekombination einfach mendelnder Faktoren bei Kulturrassen (Mäusen, Hühnern, Pflanzen, u.s.f.) in der F_2 gebildeten Homozygoten als Atavismen aus. Hingegen darf beim berühmten Beispiel der Tauben im Hinblick auf die Vielfalt der gekreuzten Rassen und der polygenen Faktoren, welchen sie ihre Entstehung verdanken, das Wiedererscheinen der Felsentaube als echter Atavismus bewertet werden. Es scheiden hinwiederum alle embryogenen Hemmungsbildungen (beim Menschen z.B. Halsfisteln, Schwanzbildungen, Uterus bipartitus, Kloake u.a.m.) aus, da sie in der normalen Ausdifferenzierung gestörte Stadien der individuellen Ontogenese festhalten, welche mit den Merkmalen eines Vorfahren im adulten Zustand kaum identifiziert werden dürfen. Sehr oft wird ferner der gelegentliche Fund eines dreizehigen Pferdes in Lehrbüchern als Atavismus zum tertiären Pferdeahnen angeführt, ohne zu beachten, dass in der Ontogenese jedes Pferdes im Embryo die Anlage von drei Zehen sichtbar wird, von welchen sich aber nur die mittlere voll entwickelt, die seitlichen aber als reduzierte Griffelbeine in ihrer Ausbildung stehen bleiben. Liesse man den Fall solcher dreizehiger Pferde als echten Atavismus gelten, könnten mit gleicher Berechti-

gung sämtliche rudimentäre Bildungen (beim Menschen über hundert !) als Atavismen bezeichnet werden. Es ist auch ohne weiteres ersichtlich, dass teratogene Missbildungen (z.B. Mehrfach- und Spaltungsbildungen wie Polydaktylie) nicht als Atavismen zu erklären sind. Auch kann die Erscheinung des Atavismus nicht nach Haecker, 1925, als eine sämtlichen Arten einer Organismengruppe immanente phylogenetisch konzipierte Pluripotenz-Fähigkeit verstanden werden.

Zwei bedeutsame Feststellungen gab Darwin mit Bezug auf das Auftreten einer Reversion bekannt: zunächst, dass ein Rückschlag (Zebrastreifung der Equiden) am deutlichsten bei Kreuzungen von Arten eintritt, sodann, dass es recht schwierig ist, eine Reversion zu erkennen, wenn die Merkmale der Stammform unbekannt sind. Sehr wichtig ist es deshalb, diese ausfindig zu machen. Darwin verglich zu diesem Zweck mit grösster Sorgfalt in den beiden Fällen der Tauben und Pferde die übereinstimmenden Merkmale der verschiedenen Rassen und Arten miteinander, um aus denselben auf jene des gemeinsamen Vorfahren schliessen zu können. Im Falle der Tauben war dies nicht schwer, weil es sich um einen Vergleich zwischen erst rassenmässigen (subspezifischen) Differenzierungen handelte. Bei den Equiden jedoch, wo gute Spezies zu vergleichen waren, liess sich nur ein angenähertes Bild des Atavus, „ein Tier, gestreift wie ein Zebra", eruieren. Aus diesen und ähnlichen Fällen wird die eigentliche Bedeutung des Begriffes des Atavismus ersichtlich: es handelt sich um eine phylogenetische Aussage, die ohne die vorherige Feststellung der Eigenschaften der Stammform nicht möglich ist. Der Weg, wie dieses Ziel erreicht werden kann, ist oben angedeutet worden. Nachfolgend möchte ich, auf Grund jahrzehntelang durchgeführter Kreuzungen zwischen verschiedenen Arten der sog. Prachtfinkenfamilie, *Spermestidae sive Estrildidae* zeigen, wie auf diesem Wege tatsächlich Resultate zu erzielen sind, die sich phylogenetisch und systematisch gleich gut auswerten lassen.

Die Prachtfinken bilden innerhalb der grossen Ordnung der Sperlingsvögel, *Passeres*, eine durch Mannigfaltigkeit, charakteristisches Verhalten und eigentümliche Verbreitung über die Tropen Afrikas, Asiens und Australiens ausgezeichnete Familie von ca 123 als gute Arten zu bezeichnende Formen mit zahlreichen geographischen Rassen. Da sie gut in Gefangenschaft zu halten

und zu züchten sind, bildeten sie das bevorzugte Objekt meiner systematischen Untersuchungen, durch vergleichend morphologische, ethologische und genetische Beobachtungen ihre gegen-

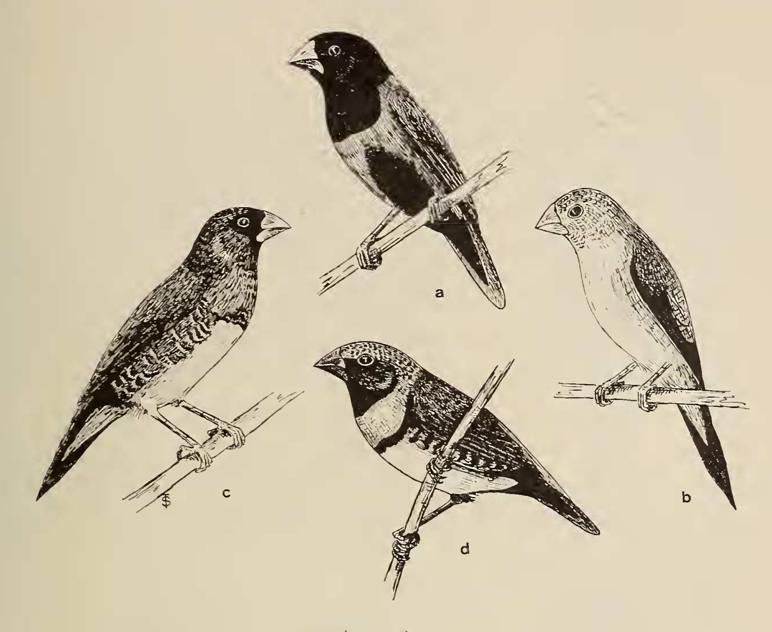


Abb. 1.

Atavistische Merkmalsphänokopie bei einem Artbastard der *Lonchurae*:

a = Schwarzkopfnonne, *Munia atricapilla* (Vieill.);
b = Silberfasänchen, *Euodice cantans* (Gmel.);
c = Bastard ♀ *Euodice* × ♂ *Munia*;
d = Schilffink, *Donacola castaneothorax* (Gould).
(Nach Steiner, Arch. Julius Klaus-Stift., *33*, 1958).

seitigen Verwandtschaftsbeziehungen aufzudecken, um an einem konkreten Beispiel die evolutive Artenaufsplitterung innerhalb einer engumgrenzten Familie kennen zu lernen. Bei diesen Untersuchungen versuchte ich auch, in Verfolgung der sog. Haldane'schen Regel durch Bastardzüchtungen diesbezügliche Anhaltspunkte zu gewinnen, wobei im Verlaufe der vielen durchgeführten Kreuzungen bei den Hybriden wiederholt Merkmale auftraten, die nicht anders als atavistische Erscheinungen gedeutet werden konnten.

Ein früher bereits beschriebener Fall (Steiner, 1936, 1958) diene zunächst als besonders eindrückliches Beispiel; vgl. Abb. 1.

Bei der Kreuzung der einfärbig ockerbräunlichen *Euodice cantans*, des sog. afrikanischen Silberfasänchens, mit der zweifärbig schwarz/kastanienbraun kontrastierenden *Munia atricapilla*, der hinterindischen Schwarzkopfnonne, trat ein Hybride mit von beiden Elternarten abweichenden Färbungsmerkmalen auf. Eine dunkle Gesichtsmaske und ein weisses Bauchfeld erschienen neben der sepiabraunen Grundfärbung des Vogels. Ein schmales schwärzliches Querband trennt das heller braun gefärbte Brustschild vom weissen Bauch. Besonders bemerkenswert sind die schwarz-weiss quergestreiften Flankenfedern, die für so viele Prachtfinken charakteristisch sind. Mit diesen Merkmalen gleicht dieser Bastard ganz auffällig der *Donacola castaneothorax*, dem australischen Schilffinken, die offensichtlich phänokopiert wird. Die Vermutung drängt sich auf in diesen Merkmalen die Kennzeichen der Stammform der *Lonchurae* (vgl. Steiner, 1960), zu welchen die Untergattungen *Donacola*, *Munia* und *Euodice* gehören, zu suchen.

In den weiteren, gegen 25 Verbastardierungen, vornehmlich wiederum innerhalb desselben indisch-polynesischen Tribus der *Lonchurae*, auch mit den australischen Gattungen *Taeniopygia*, *Stizoptera*, *Poephila* und der aethiopischen *Spermestes* sowie den zur Tribus *Zonaeginthae* gehörenden Gattungen *Stagonopleura* und *Aidemosyne*, wiesen die Bastarde immer wieder eine dunkle, oft ganz schwarze Gesichtsmaske und die charakteristische Querstreifung im Gefieder auf. Ganz überraschend trat bei der Kreuzung der beiden Arten von *Euodice*, der schwarzbürzeligen *cantans* mit der weissbürzeligen *malabarica* ein neues Färbungsmerkmal auf: der intermediär eingeengt weiss gefärbte Bürzel besitzt eine rosarote Färbung ! Die genau gleiche Erscheinung zeigte sich bei der Verpaarung der *E. cantans* mit einem Exemplar der domstizierten Rasse von *Uroloncha striata*, dem sog. japanischen Mövchen, sofern dieses einen weissgescheckten Bürzel besass. Nach diesen Beobachtungen wurden mit den beiden *Euodice* Arten weitere Kreuzungen durchgeführt. Bei der Verpaarung der weissbürzeligen *E. malabarica* mit dem sog. Ceresastrild, *Aidemosyne modesta*, die nur weiss und braungebänderte Oberschwanzdecken besitzt, tauchte, besonders bei den in Überzahl vorhandenen ♂♂, die rote Färbung sogar verstärkt auf. Genau das gleiche Resultat stellte sich ein bei der Kreuzung des australischen Zebrafinken, *Taeniopygia castanotis*, mit der *Aedemosyne modesta*, diesmal also unter Ausschaltung von

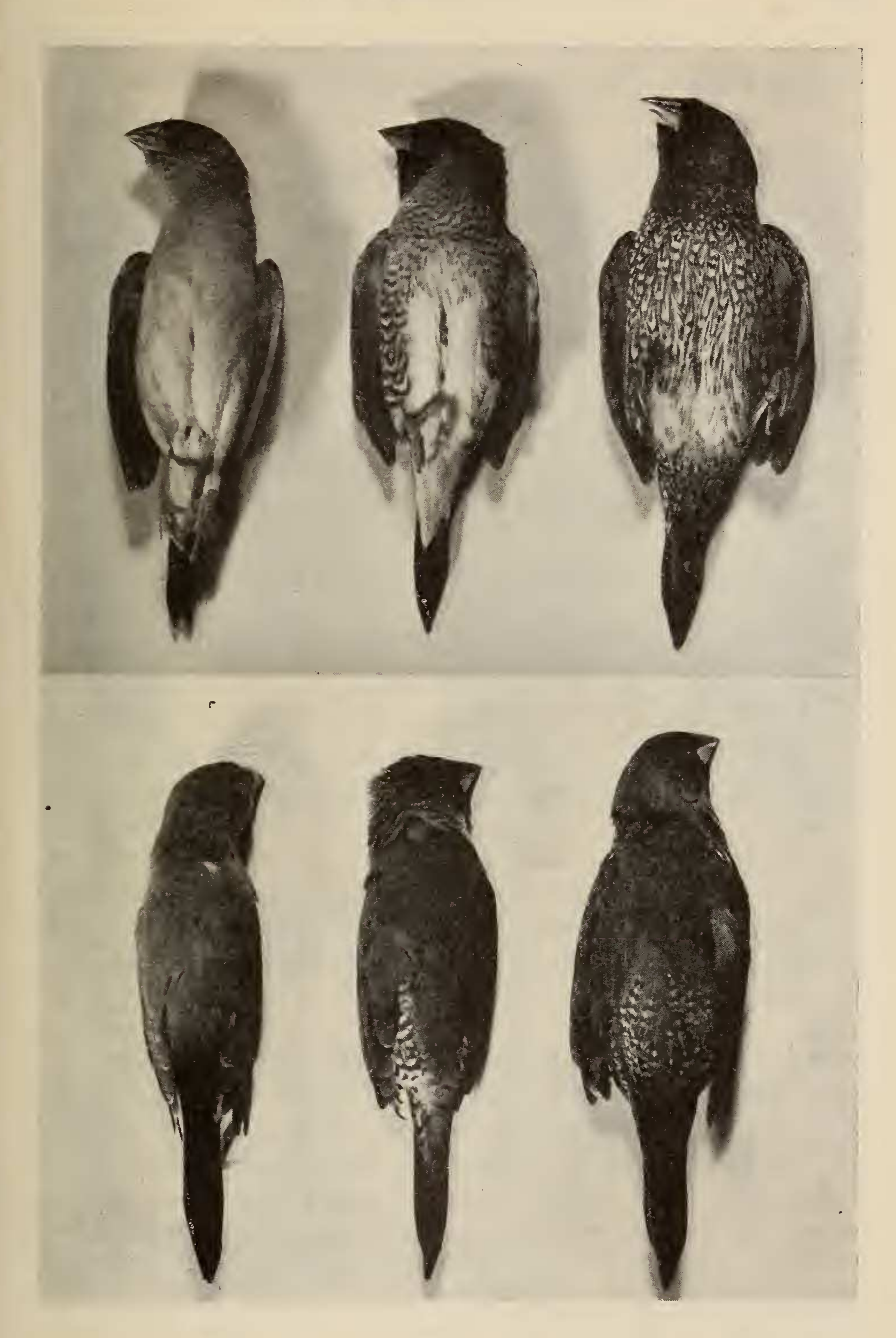


Abb. 2.

Atavistische Merkmalsbildungen beim Artbastard ♂ *Lonchura* × ♀ *Euodice*. Obere Reihe, Ansichten der Bauchseiten: links *Euodice cantans* (Gmel.), rechts *Lonchura punctulata* (L.), mitte Bastard mit schwarzer Gesichtsmaske und ausgeprägter Querstreifung. Untere Reihe, Ansichten der Rückenseiten: desgleichen, *Euodice* und *Lonchura* mit schwarzbraunen Schwanzdecken, der Bastard mit scharlachroten Oberschwanzdeckfederspitzen und quergetreiften ebensolchen Bürzelfedern.

Euodice. Geradezu sensationell war jedoch die Überraschung bei den Hybriden zwischen *Euodice cantans* und *Lonchura punctulata*, dem indischen sog. Muskatfinken. Diese besitzen, vorzugsweise wieder im männlichen Geschlecht, leuchtend scharlachrote Oberschwanzdecken ! Daneben ist die scharfbegrenzte schwärzliche Gesichtsmaske und stark ausprägte Querstreifung der Unterseite auffällig. Es ist, wie wenn man eine ganz neue, bisher unbekannte Art eines Prachtfinken vor sich hätte (Abb. 2 und 3).

Schon viel früher, 1927, anlässlich eines Besuches des Berliner Zoologischen Museums fand ich in der Vogelsammlung den Balg eines Mischlings zwischen Ceresastrild und Zebrafink (laut Zettelangabe gezüchtet von Frl. Stehle, Hamburg 1900), an welchem mir die rosarote Färbung der Schwanzoberdeckfedern ganz unerklärlich war. Später, 1956, konnte im Londoner Britischen naturhistorischen Museum, ein anderer Bastard gefunden werden, der Dank seiner rötlichen Schwanzdecken irrtümlich als ein Mischling zwischen dem australischen Binsenastrild, *Bathilda ruficauda*, und dem Muskatfink etikettiert ist (geschenkt von einem Mr. F. Jurnber). Er entspricht genau den oben beschriebenen Bastarden des Muskatfinken mit einem der Silberfasänchen, *Euodice cantans* oder *malabarica*. Noch ein ebensolcher Mischling (gezüchtet von einer Miss Polizka) befindet sich in einem anderen Balgkästchen des Britischen Museums.

Als Ergebnis dieser Kreuzungen zwischen Arten der *Spermestidae* kann festgestellt werden: Bei der Bastardierung der beiden *Euodice*-Arten, der schwarzbürzeligen *cantans* und der weissbürzeligen *malabarica*, sowohl miteinander als auch mit anderen Spezies, vornehmlich aus dem Formenkreis der *Lonchurae*, tritt als neues Färbungselement eine Rotfärbung von Bürzel und Oberschwanzdecken auf. Die gleiche Rotfärbung besitzen die Hybriden zwischen der *Aidemosyne modesta* und *Euodice malabarica*, aber auch mit *Taeniopygia castanotis*. Keine Rotfärbung trat dagegen bei der Verpaarung der *Euodice* Arten mit *Taeniopygia castanotis* ein. Hingegen ist für alle Hybriden eine mehr oder weniger dunkle Gesichtsmaske und die verstärkte Querbänderung des Gefieders auffällig. Diesen drei Merkmalen: dunkle Kopfbrustmaske, Querstreifung und Rotfärbung der Schwanzdecken scheint somit eine besondere Bedeutung zu zu kommen. Durch einen Vergleich über die Häufigkeit des Vorkommens dieser drei Färbungselemente unter Berücksichtigung der aus ihnen hervorgegangenen artlichen Differenzierungen, lässt sich über diese

Bedeutung der drei Merkmale als typische Komponenten des Färbungsmusters der *Spermestiden* folgendes aussagen:



Abb. 3.

Obere Reihe: Flankenfedern links *Lonchura punctulata*, rechts *Euodice cantans*, mitte Bastard, ausgesprochen quergebändert.
Untere Reihe: Oberschwanzdeck- und Bürzelfedern, desgleichen; beim Bastard, mitte, sind die verlängerten Federspitzen scharlachrot und die Bürzelfeder wieder quergebändert.

Bei den als gute Spezies anzunehmenden 123 Prachtfinkenarten ist eine dunkle Kopfmaske bei 48 und, aus dieser hervorgegangene schwärzliche Abzeichen, bei weiteren 36 vorhanden, d.h. in ca 70%. Wenn hierzu die für die Prachtfinken so merkwürdige Verdrängung des schwarzen Pigments in den Federstrahlen durch roten Farbstoff hinzugezählt werden, sind es gar 94% der auf der Kopfbrust gekenntzeichneten Formen. Die Querstreifung des Gefieders kann in typischer Ausbildung bei 48 Arten beobachtet werden, wozu die aus der Sperberung hervorgegangenen Punkt- und Tropfenmuster bei weiteren 29 hinzukommen, total also ca 63%. Ganz typische Querstreifung weisen 26 Arten auf, ein Fünftel aller Spezies. Rotfärbung des Bürzels und der

Schwanzdecken findet sich bei 51 und, als äquivalent, eine gelbe bis gelbrote bei weiteren 35, somit wiederum rund 70%. Die als ursprünglichster Phänotypus erkennbare Kombination der drei Merkmale findet sich nur noch in zwei Gattungen, der aethiopischen *Clytospiza* mit drei Arten und der australischen (inklusive Tasmanien) *Zonaeginthus* mit zwei Arten, welche auch durch andere Eigentümlichkeiten als primitivste Prachtfinken zu gelten haben (vgl. STEINER 1960).

Nach diesen Feststellungen dürften die dunkle Kopfbrustmaske, Querstreifung des Gefieders und rote Schwanzdecken eindeutig als im Genotypus sämtlicher Arten der *Spermestidae* verankerte und vom gemeinsamen Vorfahren übernommene Bildungspotenzen typischer Kennzeichen zu erkennen sein. Ihr Wiedererscheinen bei den erwähnten Speziesbastarden stellt somit einen echten Atavismus dar.

Dass Artbastarde oft Merkmale der Elternarten in verstärktem Masse aufweisen, ja sogar scheinbar Kennzeichen, welche diesen nicht zukommen, ist den Züchtern von Wild-und Parkgeflügel eine schon seit langem gut bekannte Erscheinung. GHIGI (vgl. 1900, 1903, 1911) hat in vielen Publikationen die Hybriden aus Kreuzungen zwischen verschiedenartigsten Hühnervögeln, Fasanen, Pfauen, Perl-und Haushühnern beschrieben, und aus ihren Merkmalen gefolgert, die älteste und primitivste Zeichnung der *Galliformes* sei eine Sperberung des Gefieders gewesen, da sie als atavistisches Kennzeichen stets bei den Bastarden auftrete. Zur gleichen Folgerung kam GUYER, 1909, bei Perlhuhn-Haushuhnmischlingen, die eine den Elternarten nicht zukommende ausgeprägte Sperberung aufweisen. Auch er spricht von Atavismus bei dieser Erscheinung. Bekanntlich unterzog auch DARWIN die Augen der Schmuckfedern des Argusfasans einer ähnlichen phylogenetischen Analyse, wobei spätere Untersucher ganz allgemein zur Annahme einer ursprünglichen Querstreifung des Gefieders sämtlicher Hühnervögel gelangten (vgl. HAECKER, 1925 p. 190).

Färbungsatavismen bei Vogel-Artbastarden sind ferner durch KLATT, 1901, bekannt geworden. Stiglitz-Kanarienvogelmischlinge zeichnen sich durch das Auftreten einer deutlichen Federschaftstrichelung aus, eines Merkmals, welches in der Finkenfamilie weit verbreitet ist und deshalb als Rückschlag zum „idealen Familiencharakter, den ein Vorfahre besessen haben mag“ bewertet wird. Diese Untersuchung erweiterte MARK, 1930, auf eine grössere Anzahl

von Kanarien-Wildvogelbastarden und bestätigte die Beobachtungen Klatt's in vollem Umfang. Am auffälligsten an diesen Finkenmischlingen sei die schwarze Schaftstrichelung des Rückens und eine leuchtend gelbe Färbung des Bürzels, neben anderen Merkmalen, wie Flügelbinden, gelbliche Unterseite und breite Schwanzfedersäume, alles generelle Kennzeichen der Fringilliden. Auch Mark folgert hieraus: „dass wir in unseren Bastarden Rückschläge auf einen früheren Vorfahren vor uns haben". Mit diesem atavistischen Färbungsmuster weichen jedoch die Fringilliden vollständig von jenem der Ausgangsform der Spermestiden ab, eine Feststellung, die für die heute noch sehr umstrittenen Beziehungen dieser beiden Familien körnerfressender Singvögel und ihre Stellung im System von entscheidender Bedeutung ist (vgl. Stallcup, Tordoff, Steiner). Sehr deutlich geht der selbständige Charakter der Prachtfinken, neben vielen anderen Eigenschaften, aus diesen verschiedenartigen Reversionen hervor, sowohl gegenüber den echten Finken, als auch den *Ploceidae*, den Webervögeln, mit welchen sie bis in die Neuzeit immer noch vereinigt werden (cf. Austin, 1961, Fisher and Peterson, 1964). Ferner kann hieraus geschlossen werden, dass die stammesgeschichtliche Entwicklung der Spermestiden sehr viel früher und in einem grösseren Abstand von den eben erwähnten Familien begonnen hat, als bisher angenommen wurde (vgl. Ziswiler, 1965). Schon die Tatsache allein, dass die Prachtfinken die Querstreifung des Gefieders in gleicher Ausbildung wie die als primitivste *Passeres* geltenden *Clamatores* und *Suboscines* (z.B. *Atrichornis*), aber auch einzelne echte Singvögel (z.B. *Certhiidae*, *Tersinidae*), besitzen, weist auf diese Zusammenhänge hin.

Was schliesslich das entwicklungsphysiologische und genetische Geschehen bei der Entstehung der hier beschriebenen atavistischen Bildungen anbetrifft, sei vor allem festgehalten, dass das eine nicht ohne das andere verstanden werden kann. Die physiologischen Vorgänge bei der Entwicklung des Querstreifenmusters in der Vogelfeder sind durch die Untersuchungen am Whitman Laboratorium für experimentelle Zoologie der Universität Chicago (Lillie und Juhn, vgl. Montalenti, 1934) weitgehendst geklärt worden. Es handelt sich um einen rythmischen Prozess der Pigmentablagerung im Federkeim, der von der Wachstumsrate der Feder abhängig ist und genetisch gesteuert wird. Primär manifestiert er sich in allen Vogelfedern. Doch ist es nicht so, als ob die Sperberung

der Feder als nebensächliches Ergebnis der alternierenden Förderung oder Hemmung der Pigmentablagerung zu deuten wäre (Riddle, 1908), vielmehr geht ihre grosse oekologische— adaptive Färbungen— und ethologische— Signalzeichen— Bedeutung gerade aus den vielen Umwandlungen, welche die Querlinienmusterung später erfährt (Längsstreifung, Fleckenbildung, Auflösung bis zur Uniformität, u.s.w.), hervor.Zugleich weisen diese späteren Differenzierungen auf den langen Entwicklungsgang hin, den jede Art und jede Formengruppe bis zur Ausbildung ihrer charakteristischen Merkmale durchlaufen hat. Auch die Genetik gibt uns heute eine einfache Erklärung für die einstmals von Darwin als „wunderbarste von allen Eigentümlichkeiten der Vererbung" bezeichnete Erscheinung des Rückschlages. Alle polygen bedingten spezifischen Merkmale der Arten einer natürlichen systematischen Gruppe sind durch mutative Alterationen eines ursprünglich ihnen allen zukommenden identischen Genmusters entstanden. Bei der Kreuzung zweier unterschiedlicher Spezies können nicht alterierte Komponenten früherer Allelenpaare wieder zusammenfinden und das alte Genmuster herstellen, womit im Kreuzungshybriden auch wieder die Eigenschaften des gemeinsamen Vorfahren, des Atavus, erscheinen müssen (vgl. Sinnott, Dunn and Dobshansky, 1950).

Diese genetische Erklärung der Wiederentwicklung früherer Merkmale veranlassten im besonderen Fall der Rotfärbung bei den *Euodice*- und *Aidemosyne*-Arthybriden eine genaue Nachprüfung der Färbung der Ausgangsarten. Am reichhaltigen Material der Vogelsammlungen in den naturhistorischen Museen von New York, London, Berlin u.a.m. liess sich einwandsfrei bei der *Euodice cantans* auf dem tiefdunkelschwarzen Bürzel und den Oberschwanzdecken, sowie an den Rändern der ebenso schwarzgefärbten Schwanzfedern ein rötlicher Schimmer beobachten. Am deutlichsten ist diese rötliche Färbung bei der südarabischen Rasse *orientalis* des Silberfasänchens zu sehen, nicht aber mehr bei den westlichsten Senegalvögeln der Nominatform *cantans*. Bei *Euodice malabarica* kann dagegen keine Spur einer Rotfärbung auf dem weissen Bürzel und den Oberschwanzdecken festgestellt werden, wohl aber sind die Schwanzfederränder wieder rötlich gefärbt. Es scheint somit, dass in beiden Arten die Fähigkeit zur Bildung von rotem Pigment in den Schwanzpartien vorhanden ist, aber bei *E. cantans* das schwarze Pigment das rote epistatisch fast ganz, und bei *E. malabarica* die spezifische Weisstruktur der Bürzelfedern dieses vollständig unterdrückt hat. Auf der anderen Elternseite der genannten Bastarde konnte festgestellt werden, dass sich innerhalb des Tribus der Lonchuren die Arten der Untergattungen

Lonchura s. str., *Munia* und *Donacola* durch eine auffällige seidenglänzende Strucktur ihrer Bürzel- und Schwanzdeckenfedern auszeichnen. Diese Struktur kommt durch eine starke Verlängerung der Federspitzen der Rami zustande, wobei die Radii sich reduzieren, die Rindenschicht der Federäste mächtig verdickt und gleichzeitig alles schwarze Pigment in die Markschicht verlagert wird. In der durchsichtigen Rinde erscheint ein diffus verteiltes gelbes Lipochrom, dessen Farbe sehr variiert, aber auch recht intensiv rötlich wirken kann. Bei vielen Arten der Lonchuren erscheint deshalb oft eine glänzend gelbe bis rotorangene Färbung des Bürzels und der Schwanzdecken. In verschiedenem Masse besitzen sie alle offensichtlich ebenfalls die Fähigkeit zur Rot- oder Gelbfärbung. Die namentlich bei den *E. cantans* × *L. punctulata*-Bastarden so auffällige scharlachrote Bürzelfärbung dürfte somit als eine reaktivierte, z.T. verstärkte Realisation einer bei beiden Elternarten noch vorhandenen, vom gemeinsamen Vorfahren übernommenen Fähigkeit zur Bildung roten Pigments in den betreffenden Federbezirken bezeichnet werden. Ähnlich dürften die Verhältnisse bei der Rotfärbung der Hybriden liegen, an welchen die *Aidemosyne modesta* und auch *Taeniopygia castanotis* beteiligt sind, da beide ihre Rotfärbungspotenz, erstere durch die purpurne Stirnplatte, letztere durch die rote Schnabelfarbe dokumentieren, wenn sie auch keine Rotfärbung der Schwanzdecken besitzen. Dass diese Rekonstruktion der die Rotfärbung bedingenden Genenzusammensetzung jedoch nicht bei jeder Kreuzungskombination eintritt, zeigt die Paarung von *Euodice* mit *Taeniopygia*, bei welcher die Hybriden keine Rotfärbung aufweisen. Es muss somit, je nach dem Kreuzungspartner eine verschiedene Reversionsmöglichkeit ursprünglicher Merkmale, vielleicht unter der Einwirkung von Modifikatoren oder nicht ausmendelnder Hemmungsfaktoren, angenommen werden, die jedoch als Indikator über die Verwandtschaftsverhältnisse der beiden Kreuzungsspezies besonderen Aufschluss geben kann.

Zusammenfassend kann festgestellt werden: Die Bezeichnung einer Bildung als Atavismus ist bei der phylogenetisch immanenten Bedeutung, welche diesem Begriff zukommt, nur zulässig, wenn diese der Forderung einer entwicklungsphysiologisch und genetisch erklärlichen Rekapitulation eines früheren Zustandes beim unmittelbaren Vorfahren entspricht. Diesen Zustand zu ermitteln, stellt eine zweite Forderung dar, die zu erfüllen ist. Ein Mittel hierzu liefert die Kreuzung von Arten untereinander. Solche Bastardierungen lassen sich jedoch Erfolg versprechend nur innerhalb engerer Verwandtschaftsgruppen durchführen. Echte Atavismen stellen immer nur Rekapitulationen der Differenzierungen in den stammesgeschichtlich zuletzt aufgetretenen Stufen dar, welche die Arten- und Gattungsmässigen Merkmalsbildungen eingeleitet

haben. Noch ältere Zustände werden als Atavismen kaum realisiert und treten als Rudimente oder Missbildungen auf. Für die Beurteilung der gegenseitigen Verwandtschaftsbeziehungen systematischer niederer Kategorien bis zur Familie und damit für ihre richtige systematische Klassifizierung bilden die bei den Hybriden von Rassen und Arten auftretenden Rückschläge ein ausgezeichnetes Mittel.

ZUSAMMENFASSUNG

Bei der Kreuzung verschiedener Arten der *Spermestidae* miteinander treten oft charakteristische Merkmale auf, eine dunkle Kopfmaske, Querbänderung des Gefieders, rote Farbe der Oberschwanzdecken, welche die Elternarten nicht in gleicher Weise oder überhaupt nicht aufweisen. Ein Vergleich sämtlicher Arten dieser Vogelfamilie zeigt, dass es sich um Kennzeichen handelt, die bei der Mehrzahl derselben weiterentwickelt wurden und als typisches Familienmuster erblich fixiert ist. Ihr Wiedererscheinen bei den Hybriden stellt deswegen einen einwandfreien Fall von Atavismus dar. Der Phänotypus dieses Atavismus ist vollständig verschieden von jenem, der bei Artenkreuzungen der *Fringillidae* oder *Carduelidae* auftritt. Die Verwandtschaftsbeziehungen zwischen diesen Familien können sicher keine sehr nahen sein.

Eine allgemeine Diskussion über die Bedeutung atavistischer Erscheinungen zeigt, dass die bei der Kreuzung von Arten auftretenden Rückschläge ein ausgezeichnetes Mittel zur Bestimmung gegenseitiger verwandtschaftlicher Beziehungen innerhalb engerer systematischer Kategorien darstellen. Bei der Rekapitulation von Bildungen höherer Kategorien, von der Familie an, handelt es sich jedoch entweder um embryonale Rudimente oder um Missbildungen, welche nicht mehr als Atavismen bezeichnet werden dürfen.

SUMMARY

When different species of *Spermestidae* are crossed there often emerge characteristic marks, such as a dark mask on the head, a barring of the feathering, red colour on the upper tail-coverts, in short, characteristics the parents do not show in the same

way or do not have at all. A comparison of all the different species of this family proves that these characteristics have been developed by most of them, thus fixing a typical hereditary family pattern. Therefore, their recovery in the hybrids is a clear case of atavism. The phenotype of this atavism is entirely different from the atavism which appears when species of the supposedly related family *Fringillidae* or *Carduelidae* are crossed. The relationship between these families can therefore not be a close one.

Discussing the meaning of atavism in general we find that the reversions which appear when different species are crossed constitute excellent means to determine the relationship within smaller systematical categories. Nowever, the recapitulation of characteristics of higher systematical categories, i.e. onwards from the family, must be classified either as embryonic rudiments or as malformations; they can no longer be regarded as atavisms.

RÉSUMÉ

A la suite de croisements interspécifiques de *Spermestidae*, apparaissent souvent des caractères typiques particuliers — masque foncé sur la tête, raies transversales du plumage, couleur rouge des suscaudales — qui se manifestent de façon différente ou sont absents chez les parents. Une comparaison de toutes les espèces de cette famille montre qu'il s'agit dans la plupart des cas de caractères évolués et ainsi fixés en un type familial héréditaire. C'est pourquoi leur réapparition chez les hybrides se présente comme un cas d'atavisme incontestable. Le phénotype de cet atavisme est complètement différent de celui qui apparaît dans les croisements entre *Fringillidae* ou *Carduelidae*. Le degré de parenté entre ces familles n'est certainement pas très étroit.

Une discussion générale sur la signification des manifestations ataviques montre que les réversions qui se produisent à la suite des croisements interspécifiques sont un excellent moyen de déterminer le degré de parenté au sein de catégories systématiques étroites. Lorsque réapparaissent des caractères typiques de catégories plus élevées, comme la famille, il s'agît alors de rudiments embryonnaires ou de monstruosités qui ne peuvent plus être considérés comme des atavismes.

LITERATUR

Austin, O.L. 1961. *Birds of the World.* Golden Press, New York.

Darwin, Ch. 1859. *The origin of species.* London, dtsch. Ausg. Carus, 1876 Stuttgart.

— 1868. *The variation of animals and plants under domestication.* Ibidem, 1878.

Fisher, J. and Peterson, R.T. 1964. *The World of Birds. A comprehensiv guide to general Ornithology.* Macdonald, London.

Gates, R.R. 1946. *Human Genetics* I. MacMillan, New York.

Ghigi, A. 1900. *Di un ibrido fra Numida e Pavone.* Monit. Zool. Ital. *11*, Suppl. 16-17.

— 1903. *Contribuzioni alla biologia ed alla sistematica dei Phasianidae.* Arch. Zool. *1*, 189-338.

— 1911. *Ricerche sistematiche e sperimentali sulle Numidinae.* Mem. R. Accademia Sc. Ist. Bologna Ser. 6, *7*, 3-37.

Goldschmidt, R. 1952. *Understanding Heredity. An introduction to Genetics.* New York and London.

— 1961. *Theoretische Genetik.* Akademie Verlag, Berlin.

Guyer, M. F. 1909. *Atavism in Guinea-Chicken Hybrids.* J. exp. Zool. *7*, 723-745.

Haecker, V. 1925. *Aufgaben und Ergebnisse der Phänogenetik.* Bibliogr. Genetica I, s'Gravenhage.

— 1925*a*. *Pluripotenzerscheinungen.* Gustav Fischer, Jena.

Harrison, C. 1963. *The incidence and origin of spotted pattern in the Estrildidae.* Ibis, *105*, 145-155.

Johannsen, W. 1913. *Elemente der exakten Erblichkeitslehre.* Gustav Fischer, Jena.

Klatt, G. T. 1901. *Uber den Bastard von Stieglitz und Kanarienvogel.* Arch. Entwickl. Mech. *12*, 414-453, 471-528.

Lang, A. 1914. *Die experimentelle Vererbungslehre in der Zoologie seit 1900; Säugetiere.* Gustav Fischer, Jena.

Lull, R. 1947. *Organic Evolution.* New York.

Maillet de, B. 1748. *Telliamed.* Amsterdam: handschriftlich 1715.

Mark, R. 1930. *Untersuchungen an Bastarden zwischen Kanarien und Wildfinken.* Z. wiss. Zool. *137*, 476-549.

Mathias, E. 1922. *Zur Lehre der Progonoblasten.* Virchow Arch. *236*, 429, 437, 444.

Montalenti, G. 1934. *A physiological analysis of the barred pattern in Plymouth Rock feathers.* J. exp. Zool. *69*, 269-345.

Plate, L. 1910. *Vererbungslehre und Deszendenztheorie.* Festschr. R. Hertwig, II.

— 1933. *Vererbungslehre mit besonderer Berücksichtigung der Abstammungslehre und des Menschen.* II, § 67, Atavismen. Gustav Fischer, Jena.

RENSCH, B. 1954. Neuere *Probleme der Abstammungslehre.* Enke, Stuttgart.

RIDDLE, O. 1908. *The genesis of fault-bars in feathers and the cause of alternation of light and dark fundamental bars.* Biol. Bull. *14*, 328-370.

SINNOTT, DUNN and DOBZHANSKI. 1950. *Principles of Genetics.* Mc Grow-Hill, New York-Toronto-London.

STALLCUP, W. 1954. *Myology and Serology in the Avian Family Fringillidae, a taxonomic study.* Univ. Kansas Publ. Mus. Nat. Hist. *8*, 157-211.

STEINER, H. 1936. *Verbungsstudien an Vogelbastarden II. Färbungsatavismen bei Speziesbastarden der Ploceidae.* Verh. schweiz. naturf. Ges., Solothurn, 332-334.

— 1955. *Das Brutverhalten der Prachtfinken, Spermestidae, als Ausdruck ihres selbständigen Familiencharakters.* Acta XI Congr. Intern. Ornithol. Basel, 350-355.

— 1958. *Artspezifische Merkmalsphänokopien bei australischen Prachtfinken, Spermestidae, insbesondere beim Zebrafinken, Taeniopygia castanotis Gould.* Arch. Jul. Klaus-Stift. *33*, 62-70.

— 1959. *Kreuzungsversuche zur Vererbung artspezifischer Merkmale: Die Rachenzeichnungen der Nestlinge der Prachtfinken,* Spermestidae. Ibidem *34*, 220-228.

— 1960. *Klassifikation der Prachtfinken, Spermestidae, auf Grund der Rachenzeichnungen ihrer Nestlinge.* J. Ornithol. *101*, 92-112.

TORDOFF, H. A. 1954. *A systematic Study of the Avian Family Fringillidae, based on the Structur of the Skull.* Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan *81*, 1-42.

WEISMANN, A. 1913. *Vorträge über Deszendenztheorie.* 3. Aufl. Gustav Fischer, Jena.

ZIMMERMANN, W. 1953. *Evolution. Die Geschichte ihrer Probleme und Erkenntnisse.* Orbis academicus, K. Alber, Freiburg-München.

ZISWILER, V. 1965. *Zur Kenntnis des Samenöffnens und der Struktur des hörnernen Gaumens bei körnerfressenden Oscines.* J. Ornithol. *106*, 1-48.

